第38卷 第2期
2021年3月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 38 No. 2
Mar. 2021

黑河中游湿地胡杨蒸腾速率与叶性状的关联性分析

文 军， 赵成章， 李 群， 赵连春

（西北师范大学地理与环境科学学院，甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心，甘肃 兰州 730070）

摘 要： 干旱区湿地植物叶片蒸腾作用与叶性状的关联性研究，对揭示植物叶片叶脉网络性状、叶片形态构建模式与植物体内水分平衡间的内在联系至关重要。以黑河中游湿地胡杨（*Populus euphratica*）为研究对象，按胡杨林距离水域的远近分别设置：I（离水域30~110 m，土壤含水量（SMC）58.23%）、II（离水域160~240 m，SMC 40.53%）、III（离水域290~370 m，SMC 28.36%）3个样地，研究了不同土壤含水量条件下胡杨叶片蒸腾速率（*Tr*）与叶性状之间的关联性。结果表明：（1）随着土壤含水量的逐渐减小，胡杨林的高度、胸径和郁闭度均逐渐降低，光合有效辐射（PAR）显著增加；（2）胡杨叶片的叶脉密度、叶厚度、净光合速率（*Pn*）、*Tr*、气孔导度（*Gs*）和胞间CO_2浓度（*Ci*）逐渐增加，而叶脉直径、叶面积和比叶面积逐渐减小；（3）3个样地胡杨*Tr*与叶脉密度均呈极显著的正相关关系（$P<0.01$），与叶面积和比叶面积呈极显著负相关关系（$P<0.01$）；（4）在样地I和样地III，胡杨*Tr*与叶脉直径呈极显著的负相关关系（$P<0.01$），在样地II二者呈显著负相关关系（$P<0.05$）。为适应土壤水分的梯度性变化，胡杨种群通过优化叶性状的资源投入以调控叶片蒸腾耗水，实现对土壤水分的有效利用和光合碳同化产物的合理分配，体现了干旱区内陆河湿地植物对特殊生境的生态适应机制。

关键词： 胡杨（*Populus euphratica*）；蒸腾速率；叶性状；湿地；黑河中游

叶片作为植物光合作用和蒸腾作用的主要器官，其结构的变化反映植物对环境的适应[1-2]，叶片水分传输路径及效率对整个植物体的叶片性状构建产生较大的影响[3]。蒸腾作用是植物体内水分、养分及光合产物运输的主要驱动力，蒸腾速率直接决定了植物体内的水分平衡[4]。叶脉性状（如叶脉密度、叶脉直径等）作为植物叶片生理功能中重要的结构基础，与叶面积、叶厚度等性状共同影响植物叶片的气体交换、蒸腾作用及水分运输过程，较高的叶脉密度则伴随着较高的水分供应能力和更多地水分输送路径[3]，能够保证植物蒸腾作用的顺利进行，避免了叶脉栓塞的风险[5]，叶片厚度往往较大[6]，而较粗的叶脉直径却降低了水分运输的安全性[7]，蒸腾作用与叶脉网络构建模式的关联性反映了叶片蒸腾成本与光合收益之间的权衡关系[8-9]。水分是控制干旱地区植物生长、生存和繁殖的关键因子[10-11]，土壤含水量的差异性，能够使植物群落内部可获得性资源发生改变，迫使植株个体在高度、叶片性状、叶脉性状等方面发生可塑性调整，高土壤水分条件下，植株会通过降低叶片厚度、叶脉密度、增大叶面积和叶脉直径的叶形态和叶脉网络构建模式以保证植物叶片具有较高的导水率和机械支撑能力[6]，从而提高植物对异质生境的适应能力和对叶片蒸腾速率（*Tr*）的有效控制，体现了植物通过权衡叶厚度、叶面积、叶脉密度和叶脉直径的资源投入以维持水分在土壤-植物-大气连续体间的供水平衡[12]，实现植物对水分的有效利用。因此，研究干旱区湿地植物*Tr*与叶面积（*LA*）、叶厚度（*LT*）、叶脉密度、叶脉直径等叶性状对差异化土壤水分的响应机制，有助于理解植物在特殊生境下的叶片构建模式与植物蒸腾作用之间的内在联系。

胡杨（*Populus euphratica*）是杨柳科杨属胡杨亚属最古老、最原始的的落叶乔木，具有耐寒、耐热、耐旱、抗风沙、抗盐碱等优点[13]，胡杨林在防风固沙、改良土壤、调节气候、保护生物多样性及保障绿洲农牧生产等方面发挥了积极作用[14]。近年来，学

收稿日期： 2020-06-29； **修订日期：** 2020-10-17
基金项目： 国家自然科学基金(41861009，41461013)资助
作者简介： 文军（1982-），男，博士研究生，主要从事湿地生态学、生物地理学研究. E-mail: wenjun198211@163.com
通讯作者： 赵成章. E-mail: zhaocz601@163.com

术界有关叶形态与叶脉网络构建模式的关联性[15]、叶脉性状对叶片大小、水分、养分供给和机械支撑能力的影响[16-17]、叶脉性状与叶性状(气孔性状、叶水力性状、叶氮含量)的关联性[6,18-20]及叶脉性状与蒸腾速率的关系[12]等进行了研究,有关胡杨叶片结构型性状[21-22]、光合荧光特性[23-24]、径向生长[25]及胡杨的气孔变化对干旱的响应等[26]也得到关注,但土壤水分差异条件下,内陆干旱区湿地植物叶性状构建模式对植物体内水分的吸收和利用的控制机理尚不深入,特别是对我国珍稀濒危植物胡杨叶片蒸腾速率与叶面积、叶厚度、叶脉密度和叶脉直径等叶性状的关联性对土壤水分的响应机制尚不清楚。鉴于此,本研究以黑河中游湿地胡杨林为研究对象,对比分析胡杨蒸腾速率与叶性状之间的关联性对不同土壤含水量的响应,试图分析:(1) 胡杨叶片蒸腾速率与叶性状是如何协同适应土壤水分异质生境?(2) 形成这种生态适应机制的主要原因有哪些? 为揭示干旱区湿地木本植物叶构建模式与水分利用之间的内在联系提供理论依据。

1 研究区概况

黑河中游地区位于河西走廊中部,研究区选在甘肃省嘉峪关市草湖国家湿地公园内,地理位置为98°25′56.98″E,39°54′10.55″N,海拔高度1426~1463 m,年均气温6.9 ℃,昼夜温差大,冬冷夏热,年均降水量85.3 mm,降水稀少而集中,年均蒸发总量2148.8 mm,年日照时间3000 h,全年无霜期130 d,光照充足,气候干燥,风沙多,属大陆性气候,受酒泉东盆地地下水及季节性淹水的影响显著,发育有草本沼泽、盐沼、沙丘、戈壁4种地貌类型,土壤类型主要有沼泽土、草甸土、盐碱土、风沙土、棕漠土。主要植物有胡杨、芦苇(*Phragmites australis*)、红砂(*Reaumuria songaric*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicu*)、多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)、滨藜(*Atriplex patens*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、嵩草(*Kobresia myosuroides*)、圆囊苔草(*Carex angarae*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)等。

2 研究方法

2.1 试验设置

2019年7月中旬,在多次实地考察的基础上,选择嘉峪关草湖国家湿地公园内生长良好的胡杨林进行试验,胡杨林于2011年5月由人工种植,2012年、2013年每年统一进行灌水、施肥、清除杂草,以后自然生长。本试验根据胡杨林距湖岸边距离的远近划分梯度,平行于湖岸边间隔50 m依次设置3条长200 m、宽80 m的样带,首先对样带进行地下水埋深的测量,用铁锹在每条样带间隔10 m挖至地下水流出,待水位稳定后测量,根据地下水埋深变化规律,在各样地上从湖岸边向湿地边缘依次设置3个80 m×200 m的样地(I、II和III),分别为:(1) 近水区(样地Ⅰ),离水域30~110 m,地下水埋深0.8~1.5 m,该区域受湖水水位的影响地下水位相对较浅,土壤水带与饱水带相连接,水分运移通畅,土壤含水量较大,抑制胡杨主根纵向生长,侧根倾向于横向拓展,根系分布最浅;(2) 中水区(样地Ⅱ),离水域160~240 m,地下水埋深1.5~2.2 m,该区域受季节性降水的影响,土壤水带与饱水带季节性连接,土壤含水量较为适中,能够满足胡杨植株生长的需求,胡杨根系与土壤潜水带季节性接触分布较深;(3) 远水区(样地Ⅲ),离水域290~370 m,地下水埋深2.2~3.0 m,土壤水分以地下潜水和自然降水为主,土壤受湖水位影响最小,胡杨林高度和胸径远小于近水区,根系分布最深。在每个样带内间隔10 m设置6个20 m×20 m的样方,对各样方内胸径≥1 cm的每木个体进行调查,记录群落学特征(株高、冠幅、胸径和郁闭度),并在每个样方内选取长势良好的胡杨5株作为供试植株,进行其他指标的测量。

2.2 植物和土壤含水量的采样及测定

对各样方内选好的胡杨进行采样,所有采样工作利用人字梯完成,在胡杨树冠中上部东西南北4个方位各选当年生小枝1个,在选好的枝条上随机选取3片健康且完整的叶片(锯齿阔卵形)进行光合生理参数及叶性状测量。

(1) 光合参数测定:

胡杨叶片光合参数测量选择同一时间段的晴朗天气进行,于9:00—12:00测定,使用德国进口便携式光合测量仪(GFS-3000,Heinz Walz GmbH, Bavaria, Germany),系统设定光合有效辐射(PAR)为1200 μmol·m^{-2}·s^{-1},CO_2浓度维持在340 μmol·mol^{-1}左右,流速为750 μmol·s^{-1},全过程使用人工红蓝光源测量,叶温(T_{leaf})保持在15~20 ℃。分别测定胡杨叶片的蒸腾速率(*Tr*)、净光合速率(*Pn*)、气孔导度

（*Gs*）、胞间CO_2浓度（*Ci*）、饱和水气压差（VPD）等光合生理参数。同时，用手持光量子计（3415F，Walz，Plainfield，USA）在每个选定枝条向外5 cm处测定3个样地内的光合有效辐射（PAR）。

（2）叶性状（*LA*、*LT*、比叶面积）和叶脉性状（叶脉密度、叶脉直径）测定：

① 叶性状测定：将测完光合参数的叶片置于密封袋中带回实验室，用CI-202便携式叶面积仪（Walz，Camas，USA）扫描供测叶片，叶面积（cm^2）取单个叶片面积的平均值；使用游标卡尺测量叶片厚度（精确到0.01 mm），在每个叶片的不同部位测量5次，测量时避开叶脉，叶片厚度（mm）取单个叶片厚度的平均值；最后将测完叶性状的叶片用37%甲醛+50%乙醇+13%冰醋酸的福尔马林-乙醇溶液固定用于叶脉性状测量。② 叶脉性状的测定：将固定后的叶片用含5% NaOH的乙醇进行化学清理、番红-固绿染色，蒸馏水清洗3遍，用水包埋呈透明薄膜状，再用体视显微镜（SMZ168-BL，Motic，中国香港）放大10倍后将每个叶片拍摄10个视野，最后用Motic Images Plus 2.0软件获得各个照片中的叶脉直径和叶脉的总长度，叶脉直径（mm）为所选照片叶脉的平均值，叶脉密度（$mm\cdot mm^{-2}$）=叶脉总长度/*LA*[27]；最后将叶片装入信封在80 ℃烘箱中烘48 h后称叶干质量（精度0.0001 g），比叶面积=叶干质量/*LA*[6,28]。

（3）土壤含水量测定：

土壤取样在土壤水分状况相对稳定的同一时间段完成。在每个样方用直径5 cm的土钻在0~150 cm分5层间隔30 cm取土样，各土层均匀混合后现场称重，各样方内重复3次，土样装入编号铝盒中，在实验室105 ℃的烘箱内烘12 h，称重，最后计算出各样地的平均土壤含水量。

2.3　数据处理

对胡杨叶片蒸腾速率（*Tr*）、叶脉密度、叶脉直径进行以10为底的对数转换，使之符合正态分布后再进行相关性分析。对胡杨叶片*Tr*与叶脉性状（叶脉密度、叶脉直径）关联性研究，采用$y=ax^b$，线性转换成$\log(y)=b\log(x)+\log(a)$，式中：*x*和*y*表示两个特征参数；*a*为性状关系的截距；*b*为斜率，当$|b|=1$时，表示两者是等速变化关系；当$|b|>1$表示*y*变化的程度大于*x*变化的程度；当$|b|<1$表示*y*变化的程度小于*x*变化的程度。各样地不同土壤水分生境间胡杨叶片*Tr*与叶脉性状（叶脉密度、叶脉直径）关系拟合的方程的参数估计，采用标准化主轴估计（SMA）方法计算完成[29-30]，用Pitman[31]方法计算每一个回归斜率的置信区间，再对3个样地的斜率进行异质性测试[32]。采用SPSS 22.0软件对各样地胡杨林群落生物学特征、植物功能性状及光合生理特性的数据差异比较进行分析，用Excel和SigmaPlot 10.0软件绘图。

3　结果与分析

3.1　胡杨林土壤含水量及群落特征

3个样地的土壤含水量和胡杨林群落特征存在显著差异（$P<0.05$，表1），从样地Ⅰ到样地Ⅲ土壤含水量减少了59.76%；光合有效辐射（PAR）显著增大，从样地Ⅰ的759.43 $\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$增加到样地Ⅲ的1329.33 $\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$，增加了0.75倍；胡杨林群落郁闭度、高度、胸径均显著减小，从样地Ⅰ到样地Ⅲ分别减小了32.64%、57.49%和64.51%，表明样地Ⅰ的土壤含水量最高，群落光照条件较差，处于过渡区的样地Ⅱ土壤含水量适中，光照条件明显改善，而样地Ⅲ土壤含水量最低、光照最强，胡杨林植株高度和胸径远不及近水区，说明样地Ⅰ的生境较适宜胡杨生长。

3.2　胡杨叶性状与光合生理特征

如表2所示，随着样地与湖岸距离的增加，胡杨的空气相对湿度呈减小趋势，从近水区（样地Ⅰ）到远水区（样地Ⅲ）减少了8.12%；叶脉密度、叶厚度、*Pn*、*Tr*、*Gs*、*Ci*和VPD均呈增大趋势，从样地Ⅰ到样

表1　各样地的胡杨林土壤含水量及群落特征(平均值±标准误差)

Tab. 1　Soil moisture content and characteristics of *Populus euphratica* communities in each plots (mean±SE)

样地	SMC/%	PAR/($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	高度/cm	DBH/cm	郁闭度/%
Ⅰ	58.23 ± 1.75a	759.43 ± 17.36a	691.67 ± 19.90a	14.68 ± 0.68a	85.20 ± 0.89a
Ⅱ	40.53 ± 1.56b	963.63 ± 19.24b	557.33 ± 18.56b	10.24 ± 0.57b	74.40 ± 0.75b
Ⅲ	28.36 ± 0.85c	1329.33 ± 27.82c	294.03 ± 14.20c	5.21 ± 0.37c	57.39 ± 0.86c

注：SMC表示土壤含水量，PAR表示光和有效辐射，DBH表示胸径；同列不同字母表示样地间差异显著（$P<0.05$）。下同。

表2 各样地胡杨叶性状和光合生理特性(平均值±标准误差)

Tab. 2 Leaf traits and photosynthetic characteristics of *Populus euphratica* in each plots (mean ± SE)

	样地Ⅰ	样地Ⅱ	样地Ⅲ
叶脉密度/(mm·mm^{-2})	2.26±0.11c	2.51±0.13b	2.91±0.17a
叶脉直径/mm	0.37±0.01a	0.33±0.01b	0.29±0.01c
叶面积/cm^2	13.13±0.56a	9.46±0.39b	4.07±0.31c
叶厚度/mm	0.44±0.01c	0.47±0.01b	0.51±0.02a
比叶面积/(cm^2·g^{-1})	44.83±0.61a	39.50±0.35b	30.57±0.24c
Pn/(μmol CO_2·m^{-2}·s^{-1})	5.65±0.18c	9.83± 0.21b	12.99±0.27a
Tr/(mmol H_2O·m^{-2}·s^{-1})	3.65±0.24c	5.35±0.43b	6.63±0.55a
Gs/(mmol·m^{-2}·s^{-1})	165.04±11.62c	264.13±16.52b	335.67±19.86a
Ci/(μmol·mol^{-1})	302.71±11.71b	337.31±16.25a	340.14±16.83a
VPD/(Pa·kPa^{-1})	12.26±1.18c	20.12±1.26a	20.85±1.33a
相对湿度/%	69.48±0.75a	56.40±0.70b	43.84±0.93c

地Ⅲ分别增加了22.34%、13.73%、56.51%、44.95%、50.83%、11.00%和41.20%，而*Ci*和VPD在样地Ⅱ和样地Ⅲ均出现较大值且无显著差异(P>0.05)；叶脉直径、叶面积和比叶面积均呈减小趋势，从近水区(样地Ⅰ)到远水区(样地Ⅲ)分别减少了21.62%、69.00%和31.81%。表明3个生境下胡杨叶片性状与光合特征变化显著，且胡杨叶片具有较高的可塑性，能够适应异质性环境并进行正常的碳同化产物积累。

3.3 各样地胡杨叶性状与光合生理特征的相关性

由表3可知，通过Pearson相关性分析得到，胡杨叶脉密度与叶脉直径、叶面积和比叶面积呈极显著的负相关关系(P<0.01)；与*Pn*、*Tr*和*Gs*呈极显著的正相关关系(P<0.01)，与叶厚度呈显著正相关关系(P<0.05)；叶脉直径与叶面积和比叶面积呈极显著的正相关关系(P<0.01)，与*Pn*、*Tr*和*Gs*呈极显著的负相关关系(P<0.01)，与叶厚度间存在显著的负相关关系(P<0.05)；叶脉密度与叶脉直径均与*Ci*间相关性不显著(P>0.05)。表明胡杨叶片的叶脉密度-叶脉直径、叶面积、叶厚度间均显著的权衡关系，这些关系与胡杨叶片*Pn*、*Tr*、*Gs*和*Ci*关系密切，叶脉性状与叶片形态的协同适应共同影响胡杨叶片的光合生理活性，决定着胡杨生态适应策略。

3.4 不同样地胡杨蒸腾速率(*Tr*)与叶脉密度的关系

如图1所示，不同土壤水分条件下胡杨*Tr*与叶脉密度的关系存在显著差异(P<0.05，图1)。SMA分析表明，3种生境条件下，胡杨叶片*Tr*与叶脉密度在样地Ⅰ和样地Ⅲ均呈极显著正相关关系(P<0.01，图1)。胡杨在不同样地间的标准主轴化斜率存在差异，样地Ⅰ为0.86(95%的置信区间*CI*=0.74，0.97)、样地Ⅱ为1.00(*CI*=0.89，1.12)、样地Ⅲ为1.15(*CI*=1.03，1.26)。标准化主轴斜率从近水区(样地Ⅰ)到远水区(样地Ⅲ)呈现逐渐增大的趋势，样地Ⅰ的斜率显著小于1(P<0.05)，样地Ⅱ的斜率与1.0无显著差异(P>0.05)，样地Ⅲ的斜率显著大于1(P<0.05)。表明随着样地土壤含水量的逐渐降低，胡杨蒸腾速率(*Tr*)和叶脉密度逐渐增大，二者之间存在显著的协同关系，叶脉密度越大，胡杨叶片的*Tr*越高。且在近水区(样地Ⅰ)胡杨叶片叶脉密度增加的速度大于*Tr*升高的速率，在中水区(样地Ⅱ)胡杨叶片*Tr*和叶脉密度呈近等速的增长关系，在远水区(样地Ⅲ)叶脉密度增加的速度小于*Tr*升高的速度。

表3 不同样地胡杨叶性状与光合生理特征的相关性分析

Tab. 3 The correlation analysis between photosynthetic parameters and leaf traits characteristics of *Populus euphratica* in each plots

	叶脉密度	叶脉直径	叶面积	叶厚度	比叶面积	*Pn*	*Tr*	*Gs*	*Ci*
叶脉密度	1								
叶脉直径	-0.92**	1							
叶面积	-0.95**	0.93**	1						
叶厚度	0.89*	-0.87*	-0.90**	1					
比叶面积	-0.95**	0.93**	0.99**	-0.91**	1				
Pn	0.93**	-0.97**	-0.97**	0.88*	-0.97**	1			
Tr	0.95**	-0.98**	-0.95**	0.88*	-0.94**	0.97**	1		
Gs	0.91**	-0.93**	-0.93**	0.86*	-0.93**	0.96**	0.94**	1	
Ci	0.66	-0.76	-0.62	0.59	-0.62	0.74	0.74	0.74	1

注：*表示在0.05水平上(双侧)显著相关；**表示在0.01水平上(双侧)显著相关。

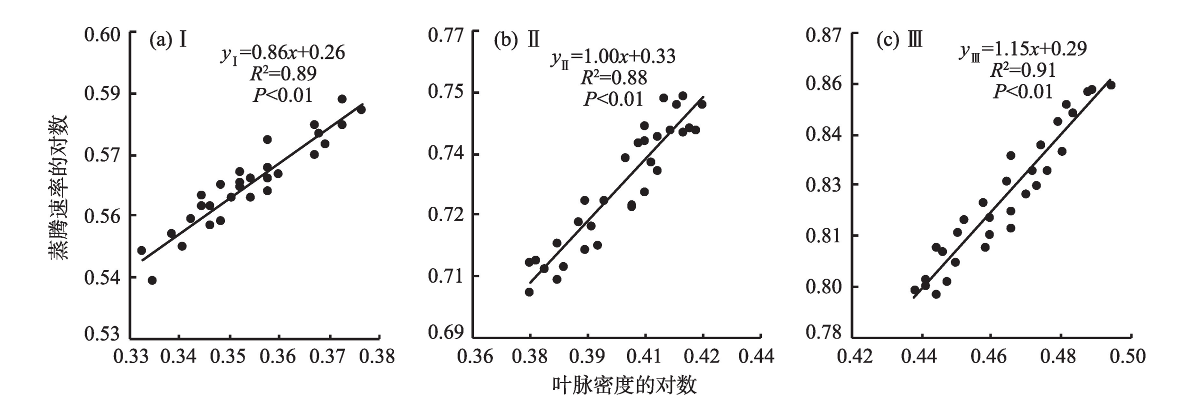


图1　不同样地胡杨蒸腾速率(Tr)与叶脉密度的关系

Fig. 1　Relationship between transpiration rate (Tr) and vein density of *Populus euphratica* among different plots

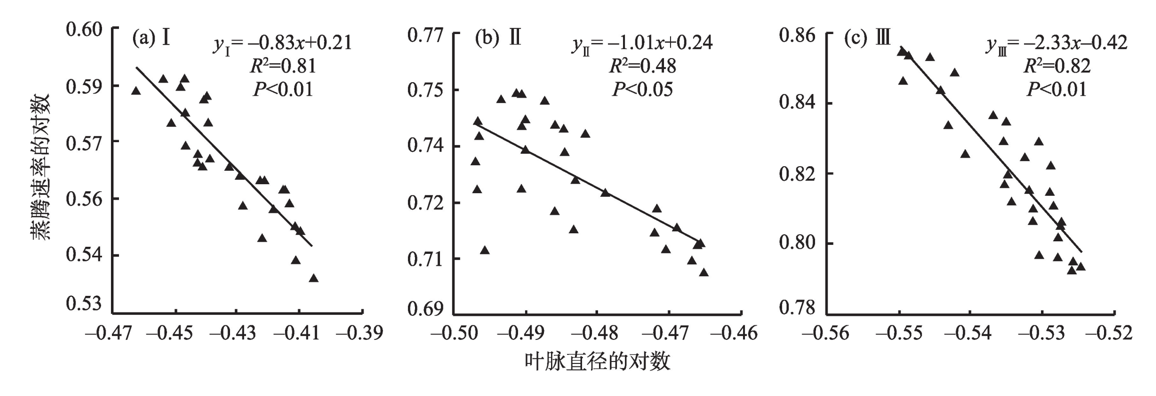


图2　不同样地胡杨蒸腾速率(Tr)与叶脉直径的关系

Fig. 2　Relationship between transpiration rate (Tr) and vein diameter of *Populus euphratica* among different plots

3.5　不同样地胡杨蒸腾速率(Tr)与叶脉直径的关系

不同样地胡杨叶片Tr和叶脉直径存在显著差异(P<0.05,图2)。SMA分析表明,在近水区(样地Ⅰ)和远水区(样地Ⅲ),胡杨叶片Tr与叶脉直径均呈极显著负相关关系(P<0.01),在中水区(样地Ⅱ)Tr与叶脉直径呈显著负相关关系(P<0.05)。胡杨在不同样地间的标准主轴化斜率存在差异,样地Ⅰ为−0.83(CI=−0.64,−0.38)、样地Ⅱ为−1.01(CI=−1.35,−0.63)、样地Ⅲ为−2.33(CI=−2.70,−2.01)。标准化主轴斜率从近水区(样地Ⅰ)到远水区(样地Ⅲ)呈现逐渐减少的趋势,样地Ⅰ斜率显著大于−1(P<0.05),样地Ⅱ斜率与−1无显著差异(P>0.05),样地Ⅲ斜率显著小于−1(P<0.05)。表明随着样地土壤含水量的逐渐降低,胡杨Tr逐渐增加而叶脉直径逐渐降低,二者呈显著的权衡关系,叶脉直径越大,胡杨叶片的Tr越低,且在近水区(样地Ⅰ)胡杨叶片叶脉直径增加的速度大于Tr减少的速率,在中水区(样地Ⅱ)胡杨叶片Tr和叶脉直径呈近等速变化关系,在远水区(样地Ⅲ)叶脉直径增加的速度小于Tr减小的速度。

4　讨 论

4.1　近水区胡杨Tr与叶性状的关联性

植物水分适应能力影响着植物的区系类型及生态系统的结构和功能,与植被类型和生长特性密切相关[33],而植物的生长特征在一定程度上能够反映其对不同土壤水分的响应结果[34]。研究区属于河西走廊温带干旱区,样地Ⅰ距湖边最近,湿地群落植物生长旺盛,土壤水分充足,该样地胡杨地下水位相对较浅,土壤水带与饱水带相连接,水分运移通畅,土壤含水量较高,胡杨根系倾向于横向拓展,根系分布较浅,植株的高度、胸径、郁闭度最大(表1),植株间遮阴现象较为严重,PAR最低(表1),该样地的胡杨Tr较低,与叶脉密度呈极显著的正相关关系(P<0.01,图1),与叶脉直径呈极显著的负相关关系(P<0.01,图2)。主要的成因有:(1)该样地胡杨株体高大,枝繁叶茂,土壤水分完全能够满足胡杨生长,为了在有限的光资源下获得最大的碳同化速率和光合产物,胡杨植株选择增加叶面积、减

少叶厚度、高比叶面积的叶片构建模式和增加叶脉直径、减少叶脉密度的叶脉网络构建机制(表2),一方面叶脉直径的增加有助于支撑较大的叶片,从而增大胡杨叶片对光的捕获面积,且大叶脉直径较高的导水率和机械性能提升低光照下胡杨叶片的光合效率;另一方面,在碳同化产物有限和土壤含水量充足的条件下,较小的叶脉密度亦能满足较低蒸腾速率的供水需求(表2);(2)在近水区土壤含水量高,空气相对湿度(*RH*)较大,饱和水气压差最小(表2),叶片失水相对较少,蒸腾速率也较小。因此,蒸腾速率与叶脉密度呈极显著的正相关关系($P<0.01$,图1,表3),与叶脉直径、叶面积和比叶面积呈极显著的负相关关系($P<0.01$,图2,表3),该结论与任悦等[12]对密度影响下滨藜叶脉性状和*Tr*的研究结果一致。高土壤含水量生境下胡杨选择增加叶脉直径减少叶脉密度的同时,选择了较低的蒸腾速率,以实现资源的最优配置。

4.2 远水区胡杨*Tr*与叶性状的关联性

植物叶片为了更好地适应水分异质性生境,通常会在形态、生理生化等方面做出响应[35],叶片的水力性状(如叶大小、叶厚度、叶脉密度、叶脉直径和*Gs*等)限制着叶片的水分传输,影响植物的气体交换,与植物的光合能力和抗旱性关系密切[36]。样地Ⅲ是土壤含水量最低、土壤水分以地下潜水和自然降水为主,土壤受湖水位影响最小,胡杨林高度、胸径及郁闭度远小于近水区(表1),试验发现:该样地胡杨根系分布最深,胡杨植株的间隙增大,枝叶间的遮阴现象明显减少。胡杨叶片*Tr*与叶脉密度呈极显著的正相关关系($P<0.01$,图1,表3),与叶脉直径、叶面积和比叶面积呈极显著的负相关关系($P<0.01$,图2,表3),主要的成因有:(1)该生境的土壤含水量最低,PAR最强(表1),为了避免强蒸腾引起的叶片失水、灼伤,胡杨选择了小而厚的叶片,形成了较小的比叶面积(表2)。小而厚的叶片不仅有利于降低叶片表面的温度[11],而且可以增大水分向叶片表面散失的距离和阻力,减少了水分散失,降低了强光对叶片的伤害[37],提高胡杨叶片的水分利用效率,使胡杨叶片获得高的*Pn*和*Tr*(表2)。(2)开阔的群落环境大大提高了该样地的光合有效辐射(*PAR*)(表1),进而增强了叶片的蒸腾作用,胡杨叶片*Tr*和*Pn*最高(表2),为了满足较强蒸腾引起的水分传导,一方面胡杨叶片选择了较高的叶脉密度来增大水分向叶肉转移的接触面积,不仅能够增加胡杨叶片水分运输的路径,而且有利于其水分输送效率的提高;另一方面在碳同化产物有限的情况下,降低叶脉直径(表2),既有利于降低叶片空穴和栓塞引起的水分运输阻力[38],又可以避免胡杨木质部导管的栓塞或崩裂的风险[39],提高土壤水分抵达植物叶片的输导途径中的安全性,保证植物光合作用的顺利进行。因此,在土壤含水量较低的环境中,胡杨选择了高的叶脉密度、叶厚度和低的叶脉直径、叶面积和比叶面积以适应高光环境下的高的叶片蒸腾速率(表2),实现了植物体内水分的动态平衡,这是胡杨植株长期适应地土壤含水量生境的结果。

叶片形态结构和生理生态特性对环境的响应结果,影响着植物与周围环境的物质与能量交换[4,40],决定了叶片功能属性在不同环境条件下的差异性[41-42]。样地Ⅱ生境处于样地Ⅰ和Ⅲ的过渡阶段,胡杨林的高度、胸径、光照及郁闭度介于样地Ⅰ和样地Ⅲ之间(表1),和样地Ⅰ相比,胡杨林种内对光、生长空间的竞争有所减弱,胡杨种群的聚集度下降,植株间的邻体干扰减弱,光资源较充足,土壤含水量较为适中,胡杨根系吸水基本能够保证正常的水分供应,叶片气孔进一步开放,气孔导度较样地Ⅰ显著增加,叶片*Pn*和*Tr*也随之增大(表2)。自然条件下,胡杨叶性状的变化采取了最优的资源配置方案,折中选择了水分供需和光合需求间的稳步投资模式。胡杨*Tr*与叶脉直径呈显著负相关关系($P<0.05$,图2),可能是因为该生境处于过渡阶段,叶脉直径对胡杨叶片的蒸腾速率的影响也处于中间状态的缘故。这体现了植物在适中生境下充分利用光资源和水资源,达到最大限度利用现有资源和拓展生态位的生存策略。

5 结 论

植物叶片结构形态特征与植物的资源获取能力和利用效率密切相关,叶片的蒸腾速率能够表征植物对环境的响应,植物常常通过叶性状的不断调整来形成与蒸腾速率相适应的光捕获、碳投入、水分供给和叶支撑系统的构建[43-44]。近水区,胡杨选择了较小的叶脉密度和较大的叶脉直径,以便于支撑因增加光截获能力而形成的大叶片;在远水区,胡杨叶片形成小的叶脉直径和大的叶脉密度,通过

构建小而厚的叶片实现了较高的蒸腾速率。黑河中游嘉峪关草湖湿地胡杨蒸腾速率和叶性状的关联性研究,较好地验证了湿地木本植物在应对异质性环境时,通过调整叶片和叶脉构建模式实现对叶片蒸腾作用的有效调控,体现了对特殊生境的生态适应策略。叶性状与光合生理的协同变异是一个复杂的生理过程,本文仅从水分梯度的角度分析了叶性状与蒸腾作用之间的联系,今后还需分析比较不同环境因子对不同种类植物叶性状与光合特性的影响,为建立植物体内水分传导机理性模型及高效用水生理生态学研究奠定良好的理论基础。

参考文献(Reference):

[1] Wright I J, Westoby M. Leaves at low versus high rainfall: Coordination of structure, lifespan and physiology[J]. New Phytologist, 2002, 155(3): 403–416.

[2] Scoffoni C, Rawls M, McKown A, et al. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: Relationship to leaf size and venation architecture[J]. Plant Physiology, 2011, 156(2): 832–843.

[3] Sack L, Scoffoni C. Leaf venation: Structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future[J]. New Phytologist, 2013, 198(4): 983–1000.

[4] 于贵瑞, 王秋凤. 植物光合、蒸腾与水分利用的生理生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2010. [Yu Guirui, Wang Qiufeng. Ecophysiology of Plant Photosynthesis, Transpiration, and Water Use[M]. Beijing: Science Press, 2010.]

[5] Nardini A, Raimondo F, LoGullo M A. Leaf miners help us understand leaf hydraulic design[J]. Plant, Cell and Environment, 2010, 33(7): 1091–1100.

[6] Matthew-Ogburn R, Edwards E J. Repeated origin of three-dimensional leaf venation releases constraints on the evolution of succulence in plants[J]. Current Biology, 2013, 23(8): 722–726.

[7] Pagano M, Storchi P. Leaf vein density: A possible role as cooling system[J]. Journal of Life Sciences, 2015, 7: 299–303.

[8] 宋丽清, 胡春梅, 侯喜林, 等. 高粱、紫苏叶脉密度与光合特性的关系[J]. 植物学报, 2015, 50(1): 100–106. [Song Liqing, Hu Chunmei, Hou Xilin, et al. Relationship between photosynthetic characteristics and leaf vein density in *Sorghum bicolor* and Perilla frutescens[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2015, 50(1): 100–106.]

[9] Sheffield J, Wood E F, Roderick M L. Little change in global drought over the past 60 years[J]. Nature, 2012, 491(7424): 435–440.

[10] 李永华, 李臻, 辛智鸣, 等. 形态变化对叶片表面温度的影响[J]. 植物生态学报, 2018, 42(2): 202–208. [Li Yonghua, Li Zhen, Xin Zhiming, et al. Effects of leaf shape plasticity on leaf surface temperature[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018, 42(2): 202–208.]

[11] 韩玲, 赵成章, 冯威, 等. 张掖湿地芨芨草叶脉密度和叶脉直径的权衡关系对3种生境的响应[J]. 植物生态学报, 2017, 41(8): 872–881. [Han Ling, Zhao Chengzhang, Feng Wei, et al. Trade-off relationship between vein density and vein diameter of Achnatherum splendensin response to habitat changes in Zhangye wetland [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(8): 872–881.]

[12] 任悦, 赵成章, 李雪萍, 等. 秦王川湿地滨藜叶脉性状与蒸腾速率关系对种群密度的响应[J]. 生态学报, 2018, 38(16): 5819–5827. [Ren Yue, Zhao Chengzhang, Li Xueping, et al. The response of the relationship between transpiration rate and leaf traits of *Atriplex patens* to population density in the national wetland park conservation areas in Qinwangchuan[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(16): 5819–5827.]

[13] Chen S L, Polle A. Salinity tolerance of *Populus*[J]. Plant Biology, 2010, 12(2): 317–333.

[14] 杨丽雯, 何秉宇, 黄培祐, 等. 和田河流域天然胡杨林的生态服务价值评估[J]. 生态学报, 2006, 26(3): 681–689. [Yang Liwen, He Bingyu, Huang Peiyou, et al. Assessment of ecological service values for native *Populus euphratica* forest in Khotan watershed[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(3): 681–689.]

[15] Niinemets Ü, Portsmuth A, Tobias M. Leaf shape and venation pattern alter the support investments within leaf lamina in temperate species: A neglected source of leaf physiological differentiation? [J]. Functional Ecology, 2007, 21(1) 28–40.

[16] Blonder B, Violle C, Bentley L P, et al. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum[J]. Ecology Letters, 2010, 14 (2): 91–100.

[17] Reich P B. The world-wide "fast-slow" plant economics spectrum: a traits manifesto[J]. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 275–301.

[18] 段贝贝, 赵成章, 徐婷, 等. 兰州北山不同坡向刺槐叶脉密度与气孔性状的关联性分析[J]. 植物生态学报, 2016, 40(12): 1289–1297. [Duan Beibei, Zhao Chengzhang, Xu Ting, et al. Correlation analysis between vein density and stomatal traits of *Robinia pseudoacacia* in different aspects of Beishan Mountain in Lanzhou[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(12): 1289–1297.]

[19] 徐婷, 赵成章, 韩玲, 等. 张掖湿地旱柳叶脉密度与水分利用效率的关系[J]. 植物生态学报, 2017, 41(7): 761–769. [Xu Ting, Zhao Chengzhang, Han Ling, et al. Correlation between vein density and water use efficiency of *Salix matsudana* in Zhangye Wetland[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(7): 761–769.]

[20] 陈静, 庄立会, 沐建华, 等. 云南文山石漠化区车桑子叶脉密度与叶氮含量关系对生境的响应[J]. 生态学报, 2020, 40(11): 1–9. [Chen Jing, Zhuang Lihui, Mu Jianhua, et al. Relationship between vein density and leaf nitrogen concentration of *Dodonaea viscosa* in response to habitat changes in rocky desertification area, Wenshan Yun nan[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(11): 1–9.]

[21] 黄文娟, 李志军, 杨赵平, 等. 胡杨异形叶结构型性状及其与胸径关系[J]. 生态学杂志, 2010, 29(12): 2347–2352. [Huang Wen-

juan, Li Zhijun, Yang Zhaoping, et al. Heteromorphic leaf structural characteristics and their correlations with diameter at breast height of *Populus euphratica*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2010, 29(12): 2347–2352.]

[22] 刘帅飞, 焦培培, 李志军. 灰叶胡杨异形叶的类型及其时空特征[J]. 干旱区研究, 2016, 33(5): 1098–1103. [Liu Shuaifei, Jiao Peipei, Li Zhijun. Diversifolious types and spatiotemporal characteristics of *Populus euphratica* Schrenk[J]. Arid Zone Research, 2016, 33(5): 1098–1103.]

[23] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 等. 胡杨异形叶光合作用对光强与CO_2浓度的响应[J]. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1099–1109. [Wang Haizhen, Han Lu, Xu Yali, et al. Photosynthetic responses of the heteromorphic leaves in *Populus euphratica* to light intensity and CO_2 concentration[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(10): 1099–1109.]

[24] 李菊艳, 赵成义, 闫映宇, 等. 不同盐分梯度下胡杨幼苗的光合—光响应特征[J]. 干旱区研究, 2014, 31(4): 728–733. [Li Juyan, Zhao Chengyi, Yan Yingyu, et al. Response of *Populus euphratica* seedlings to photosynthesis light under salt stress[J]. Arid Zone Research, 2014, 31(4): 728–733.]

[25] 马玉祥, 张永利, 李玉灵, 等. 不同时间尺度环境因子对黑河下游胡杨(*Populus euphratica*)径向生长的影响[J]. 干旱区研究, 2019, 36(6): 1502–1511. [Ma Yuxiang, Zhang Yongli, Li Yuling, et al. Effects of environmental factors on radial growth of *Populus euphratica* at different time scales in the lower reaches of the Heihe River[J]. Arid Zone Research, 2019, 36(6): 1502–1511.]

[26] 夏振华, 陈亚宁, 朱成刚, 等. 干旱胁迫环境下的胡杨叶片气孔变化[J]. 干旱区研究, 2018, 35(5): 1111–1117. [Xia Zhenhua, Chen Yaning, Zhu Chenggang, et al. Stomatal change in leaves of *Population euphratica* under drought stress[J]. Arid Zone Research, 2018, 35(5): 1111–1117.]

[27] Sack L, Scoffoni C, John G P, et al. How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(13): 4053–4080.

[28] 李群, 赵成章, 王继伟, 等. 甘肃小苏干湖盐沼湿地盐地风毛菊叶形态–光合生理特征对淹水的响应[J]. 植物生态学报, 2019, 43(8): 685–696. [Li Qun, Zhao Chengzhang, Wang Jiwei, et al. Morphological and photosynthetic physiological characteristics of *Saussurea salsa* in response to flooding in salt marshes of Xiao Sugan Lake, Gansu, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(8): 685–696.]

[29] Falster D S, Warton D I, Wright I J. User's Guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines Version 2. 0. http://www. bio. mq. edu. au/ecology/SMATR/. 2012.

[30] Warton D I, Wright I J, Falster D S, et al. Bivariate line-fitting methods for allometry[J]. Biological Reviews, 2006, 81(2): 259–291.

[31] Pitman E J G. A note on normal correlation[J]. Biometrika, 1939, 31(1-2): 9–12.

[32] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models[J]. Biometrical Journal, 2002, 44(2): 161–174.

[33] 张泉, 刘咏梅, 杨勤科, 等. 祁连山退化高寒草甸土壤水分空间变异特征分析[J]. 冰川冻土, 2014, 36(1): 88–94. [Zhang Quan, Liu Yongmei, Yang Qinke, et al. Analysis of spatial variability of soil moisture in degrading alpine meadow in the Qilian Mountain [J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2014, 36(1): 88–94.]

[34] Chapin F S, Matson P A, Mooney H A. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology[M]. Li B, Zhao B, Peng R H. Translate. Beijing: Higher Education Press, 2005: 83–127.

[35] 龚容, 徐霞, 江红蕾, 等. 干旱半干旱区几种典型灌木半灌木茎叶水分传导系统的结构特征[J]. 北京师范大学学报(自然科学版), 2018, 54(4): 534–542. [Gong Rong, Xu Xia, Jiang Honglei, et al. Architectural traits of stem-leaf hydraulic system in typical shrubs in arid and semi-arid regions[J]. Journal of Beijing Normal University (Natural Science Edition), 2018, 54(4): 534–542.]

[36] 金鹰, 王传宽. 植物叶片水力与经济性状权衡关系的研究进展[J]. 植物生态学报, 2015, 39(10): 1021–1032. [Jin Yin, Wang Chuankuan. Trade-offs between plant leaf hydraulic and economic traits[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(10): 1021–1032.]

[37] Ellsworth D S, Reich P B. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest[J]. Oecologia, 1993, 96(2): 169–178.

[38] 张海昕, 李珊, 张硕新, 等. 4个杨树无性系木质部导管结构与栓塞脆弱性的关系[J]. 林业科学, 2013, 49(5): 54–61. [Zhang Haixin, Li Shan, Zhang Shuoxin, et al. Relationships between xylem vessel structure and embolism vulnerability in four *Populus* clones[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2013, 49(5): 54–61.]

[39] Johnson D M, Meinzer F C, Woodruff D R, et al. Leaf xylem embolism, detected acoustically and by cryo-SEM, corresponds to decreases in leaf hydraulic conductance in four evergreen species[J]. Plant, Cell& Environment, 2009, 32(2): 828–836.

[40] Nobel P S. Physicochemical and Environmental Plant Physiology [M]. San Diego, USA: Academic Press: 2005.

[41] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428(6985): 821–827.

[42] Poorter L, Bongers L, Bongers F. Architecture of 54 moist-forest tree species: Traits, trade-offs, and functional groups[J]. Ecology, 2006, 87(5): 1289–1301.

[43] Funk J L, Vitousek P M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems[J]. Nature, 2007, 446(7139): 1079–1081.

[44] 张翼飞, 王炜, 梁存柱, 等. 内蒙古典型草原区芨芨草群落适生生境[J]. 生态学报, 2012, 32(4): 1193–1201. [Zhang Yifei, Wang Wei, Liang Cunzhu, et al. Suitable habitat for the *Achnatherum splendens* community in typical steppe region of Inner Mongolia [J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(4): 1193–1201.]

Studies of correlation between the transpiration rate and leaf traits of *Populus euphratica* in the middle reaches of the Heihe River wetland

WEN Jun, ZHAO Chengzhang, LI Qun, ZHAO Lianchun

(College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, Lanzhou 730070, Gansu, China)

Abstract: Study of the correlation between transpiration and vein characters in wetland plants in arid regions is of great importance in understanding the internal relationship between vein network characters, leaf morphology, and water balance in plants. Our aim was to examine the correlation between the transpiration rate and the leaf traits of *Populus euphratica* at different levels of soil moisture content (SMC). Our study area was in the middle reaches of the Heihe River wetland, Gansu Province, China (98°25′56.98″E, 39°54′10.55″). We divided the sample area into three levels based on the distance from water: Plot I (30−110 m from water, SMC 58.23%), plot II (160−240 m away from water, SMC 40.53%), and plot III (290−370 m from water, SMC 28.36%). The findings revealed that as the SMC decreased, the crown density, diameter at breast height, plant height, vein diameter, leaf area, and specific leaf area of *P. euphratica* decreased gradually, whereas the opposite was the case for leaf thickness, vein density, PAR, *Pn*, *Tr*, *Gs*, and *Ci*. There was a highly significant positive correlation between *Tr* and vein density at three plots ($P<0.01$), and the opposite correlation was seen between leaf area and specific leaf area. There was a highly significant negative correlation between *Tr* and vein diameter in plots I and III ($P<0.01$), whereas there was a significantly negative correlation between *Tr* and vein diameter in plot II ($P<0.05$). To adapt to the gradient change of soil water, *P. euphratica* populations regulated the water consumption due to leaf transpiration by optimizing the resource input of leaf vein characters to realize effective utilization of soil water and reasonable distribution of photosynthetic carbon assimilation products; this reflected the ecological adaptation mechanism of inland river wetland plants in arid areas to special habitats.

Keywords: *Populus euphratica*; transpiration rate; leaf trait; wetland; middle reaches of the Heihe River